# Das v. Uexküllsche Erregungsgesetz geprüft am dritten Gelenk der Krebsschere.

INAUGURAL-DISSERTATION

verfaßt und der

Hohen medizinischen Fakultät

der

Kgl. Bayer. Julius-Maximilians-Universität
zu Würzburg

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

**Walther Haupt**
aus Bad Kissingen

MÜNCHEN.
Druck von R. Oldenbourg.
1913.

# Das v. Uexküllsche Erregungsgesetz geprüft am dritten Gelenk der Krebsschere.

---

INAUGURAL-DISSERTATION

verfaßt und der

Hohen medizinischen Fakultät

der

Kgl. Bayer. Julius-Maximilians-Universität
zu Würzburg

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

**Walther Haupt**
aus Bad Kissingen

ACAD.
LUGD BAT.
BIBL.

MÜNCHEN.
Druck von R. Oldenbourg.
1913.

Gedruckt mit Genehmigung der medizinischen Fakultät
der Universität Würzburg.

Referent: Professor Dr. M. von Frey.

# Inhaltsübersicht.


Seite

Das v. Uexküllsche Erregungsgesetz . . . . . 5

I. Untersuchung des Gelenkes . . . . . 6

1. Anatomie des Gelenkes . . . . . 6

2. Berechnung der Drehungsmomente . . . . . 7

3. Ergebnis . . . . . 12

II. Untersuchung der Muskeln . . . . . 12

A. Anordnung der Muskeln . . . . . 12

B. Muskelwirkungen . . . . . 14

1. Abtrennung der Sehnen . . . . . 14

2. Anordnung des Versuchs (Befestigung des Objekts, Reiz, Dauer, Belastung) . . . . . 15

3. Vollständige Trennung beider Muskeln . . . . . 17

4. Längenkurven . . . . . 17

Einfluß der Spannung auf die Zuckungshöhe . . . . . 19

5. Auxotonische Kurven . . . . . 21

6. Kurven am gemeinsamen Hebel . . . . . 23

a) am doppelarmigen . . . . . 23

b) am einarmigen . . . . . 24

Zusammenfassung . . . . . 26

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549801_0095

Auf der Tagung der Deutschen Physiologischen Gesellschaft 1909 zu Würzburg demonstrierte v. Uexküll einen Versuch, der die Gültigkeit seines »Erregungsgesetzes« für das dritte Gelenk der Krebsschere beweisen sollte. Dieses Erregungsgesetz besagt, daß »die Erregung in einem Nervennetz immer zum gedehnten Muskel fließt«[1]). Der Versuch ist im Bericht der Tagung wie folgt beschrieben: »Die Schere wird in der Autotomierungsfläche abgeschnitten und ein Elektrodenpaar möglichst nahe an der Schale einige Millimeter tief eingeführt. Dann wird die Stromstärke aufgesucht, bei der sowohl Strecker wie Beuger des dritten Gelenkes gut ansprechen. Da zeigt sich, daß der gleiche Reiz bei Streckstellung des Gelenkes Beugung hervorruft, und bei Beugestellung Streckung. Es muß darauf geachtet werden, daß erstens die Muskeln keinen Tonus haben, zweitens daß keine Stromschleifen zu den handelnden Muskeln übergreifen«[2]).

---

1) v. Uexküll, Leitfaden zum Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere. Bergmann, Wiesbaden 1903, S. 50 und 60.

2) Zentralblatt f. Physiologie 1909, Bd. 23 S. 288.

Auf Veranlassung von Herrn Prof. v. Frey habe ich diesen Versuch, dessen Ergebnis ich im allgemeinen bestätigen kann, einer etwas eingehenderen Untersuchung unterworfen, um zu ermitteln, ob die Erklärung nur in der von v. Uexküll aufgestellten Annahme gefunden werden kann.

## I. Untersuchung des Gelenkes.

### 1. Anatomie des Gelenkes.

Zunächst untersuchte ich, ob das Ergebnis nicht rein mechanisch dadurch erklärt werden könne, daß mit der Änderung der Gelenkstellung auch die Drehungsmomente der wirkenden Muskeln sich ändern, eine Vermutung, die auf der erwähnten Tagung bereits in der Diskussion berührt wurde. Nach dieser Annahme wäre das Versuchsergebnis durch die topographische Anordnung der Muskeln bzw. ihrer Sehnen in bezug auf die Gelenkachse bedingt. Da über die anatomischen Verhältnisse des fraglichen Gelenkes in der Literatur nur spärliche Angaben zu finden sind, so habe ich sie an Hand von Zerlegungen und Serienschnitten untersucht und will hier etwas ausführlicher darauf eingehen.

Das dritte Gelenk der Schere vom Flußkrebs, astacus fluviatilis (die Gliederabschnitte werden beim Krebs entgegen dem Gebrauche bei den Wirbeltieren vom distalen Ende ab gerechnet), stellt die bewegliche Verbindung dar zwischen dem zweiten und dritten Glied, zwei röhrenartigen Chitinstücken von verschiedener Länge (vgl. Fig. 1). Das zweite Glied ist bedeutend kürzer als das dritte. Das dritte Glied zeichnet sich aus durch die sehr wechselnde Form des Querschnittes, indem derselbe bald einer Ellipse, bald einem Fünfeck, bald einem deformierten Kreise ähnelt. Auch der Flächeninhalt dieser Querschnitte ist verschieden: Am kleinsten proximal, distalwärts allmählich anwachsend. Die beiden gelenkig verbundenen Chitinhüllen haben nur zwei Punkte miteinander gemeinsam; durch diese kann man sich die Drehungsachse gezogen denken. Diese beiden Angeln, wie Huxley[1]) dieselben am Scherengelenk bezeichnet, kommen

1) Huxley, Der Krebs. Brockhaus. Leipzig 1881.

dadurch zustande, daß je einer Erhöhung des zweiten Gliedes eine Pfanne des dritten Gliedes entspricht, so daß also das letztere über ersteres geschoben erscheint. Abseits von diesen beiden Stellen treten die gegenüberstehenden Ränder der beiden Chitinröhren mehr oder weniger weit auseinander, so daß chitinfreie Stellen entstehen, die von festen, kaum dehnbaren, aber sehr biegsamen Membranen überspannt sind. Die Membran auf der Streckseite hat (bei abgebeugtem Glied) die Form eines Halbmondes, auf der Beugeseite die Form eines Dreiecks mit stumpfer proximal gerichteter Spitze (Fig. 1 *GM*). An der Ansatzstelle dieser Gelenkhaut am zweiten Glied entspringt beiderseits (nicht ganz in der Mitte zwischen den Drehpunkten) eine Sehne von 3 bis 7 mm Breite und etwa 12 bis 17 mm Länge, welche sich in die Muskeln des dritten Gliedes einsenkt (Fig. 3 bis 6 Taf. I).

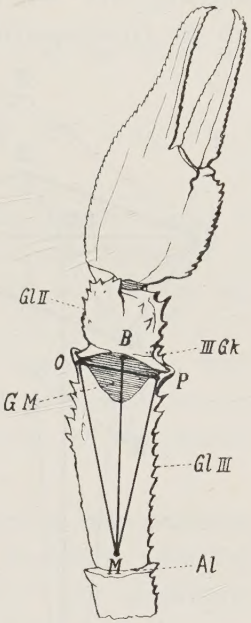


Fig. 1.
Rechte Schere des astacus fluviatilis von unten gesehen.
*Gl II* zweites Glied, *Gl III* drittes Glied, *III Gk* drittes Gelenk, *Al* Autotomierungslinie, *G M* Gelenksmembran, *O* laterale Angel, *P* mediale Angel, *B* Ansatz der Sehne des Beugemuskels, *M* Ausgangspunkt der Messungen.

Das dritte Glied beherbergt zwei Muskeln, welche durch einen spaltförmigen Sinus fast in ihrer ganzen Ausdehnung getrennt sind (vgl. Taf. I). Die Richtung der Kraft, mit der die Muskeln auf das Gelenk wirken, wird durch die Richtung der Sehnen angezeigt, die gegen das proximale Ende des Gliedes etwas konvergieren, so daß ihre Verlängerungen sich jenseits der Autotomierungsfläche *Al* schneiden würden. Die auf der Innenfläche des Chitinpanzers entspringenden Muskelfasern strahlen fächerförmig gegen die beiden Sehnen zusammen.

## 2. Berechnung der Hebelarme.

Ich stellte mir zunächst die Aufgabe, die scheinbaren Hebelarme der beiden Muskeln in bezug auf das Gelenk zu ermitteln,

um daraus die wirklichen Hebelarme (potentielle Hebelarme nach Leonardo da Vinci[1]) ableiten zu können. Unter scheinbarem Hebelarm verstehe ich die Senkrechte, die vom Angriffspunkt der Kraft, d. h. dem Ansatzpunkt der Sehne, auf die Drehungsachse gefällt wird.

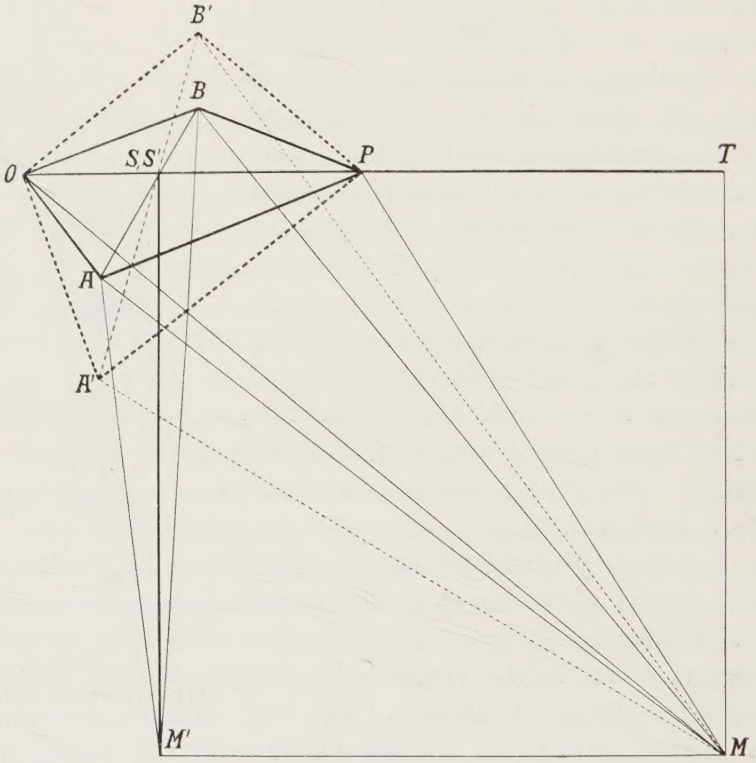


Fig. 2.

*O* laterale Angel, *P* mediale Angel, *B* Ansatzpunkt der Beugesehne bei Beugestellung des Gelenkes, *B'* Ansatzpunkt der Beugesehne bei Streckstellung des Gelenkes, *A* Ansatzpunkt der Strecksehne bei Beugestellung, *A'* Ansatzpunkt der Strecksehne bei Streckstellung, *M* Ausgangspunkt für die Messung, $AS \perp$ auf $OP$, ebenso $BS' \perp$ auf $OP$, *M'* und *T* weitere Hilfspunkte für die Konstruktion.

Zu diesem Ende maß ich mit einem Zirkel am dritten Gelenk einer Schere folgende Gerade aus:

1. Die Entfernung der lateralen Angel von der Mitte des Strecksehnenansatzes ($AO = m$), Fig. 2.

1) E. Mach, Die Mechanik in ihrer Entwicklung. Leipzig 1883. S. 19.

2. Die Entfernung der lateralen Angel von der Mitte des Beugesehnenansatzes ($BO = o$), Fig. 1 und 2.

3. Die Entfernung der medialen Angel von der Mitte des Strecksehnenansatzes ($AP = n$), Fig. 2.

4. Die Entfernung der medialen Angel von der Mitte des Beugesehnenansatzes ($BP = p$), Fig. 1 und 2.

5. Die Entfernung beider Angelpunkte ($OP = k$), Fig. 1 und 2.

Nach Bestimmung der Entfernungen der Punkte $S$ und $S'$ (Fußpunkte der Senkrechten vom Sehnenansatzmittelpunkt $A$ bzw. $B$ auf die Achse $OP$) von $O$ ($OS = x$, $OS' = x'$) lassen sich die Längen der scheinbaren Hebelarme ($AS = h$, $BS' = h'$) berechnen. Es ergibt sich, daß $AS$ und $BS'$ nahezu gleich sind; ferner, daß $S$ und $S'$ als zusammenfallend betrachtet werden können, d. h. daß $AS$ und $BS'$ in derselben auf $OP$ senkrechten Ebene liegen.

Ich verzichte darauf, diese sowie die folgenden Berechnungen, welche sich auf bekannte Lehrsätze der Geometrie und Trigonometrie stützen, ausführlich wiederzugeben und beschränke mich auf die Mitteilung der Ergebnisse (s. Tab. I und II).

Es soll nun der Winkel $ASB$, den $AS$ und $BS$ miteinander einschließen, berechnet werden. Um die nötigen Unterlagen hierzu zu gewinnen, bin ich, wie folgt, vorgegangen: Ich markierte einen beliebigen Punkt $M$ (Fig. 1 und 2) auf der unteren, lateral geneigten, Seite des dritten Gliedes, ziemlich nahe der Autotomierungslinie (jener Stelle, an welcher sich der Krebs seiner Schere entledigen kann), und maß von diesem Punkt aus folgende Gerade mit einem feinen Zirkel aus:

1. Die Gerade zur medialen Angel ($MP = a$), Fig. 1 und 2.

2. Die Gerade zur lateralen Angel ($MO = b$), Fig. 1 und 2.

3. Die Gerade zur Mitte des durchschimmernden Sehnenansatzes des Streckers in Beugestellung ($MA = c$), Fig. 2.

4. Die entsprechende Gerade zum Beuger in Beugestellung ($MB = d$), Fig. 1 und 2.

Ebenso maß ich der Kontrolle wegen die Geraden von $M$ aus zum Strecker bzw. Beuger bei Streckstellung:

$(MA' = f)$, Fig. 2.

$(MB' = g)$, Fig. 2.

$\sphericalangle ASB = \sphericalangle ASM' + \sphericalangle BSM'$ ($M'$ liegt in jener Ebene, welche senkrecht zu $OP$ ist und $OP$ in $S$ schneidet und in welcher $A$, $B$, $A'$ und $B'$ liegen, zugleich aber auch in der Ebene $OPM$). Um $SM'$, $AM'$, $BM'$ berechnen zu können, müssen noch folgende Gerade gezogen und berechnet werden (Fig. 2):

Die Senkrechte von $M$ auf $OP$ $(= H = MT)$. Dieselbe trifft die Achse in $T$ im Abstand $PT = r$ vom Punkt $P$.

Die Parallele zu $OP$ durch $M$ $(MM')$.

Die Senkrechte auf $OP$ in $S$ in der Ebene $OPM$ $(SM')$ —$MM'$ und $SM'$ liegen in der Ebene $OPM$ und schneiden sich in $M'$ —.

Endlich $AM' = c'$ und $BM' = d'$.

Man denke sich Dreieck $AOP$ und Dreieck $POB$ im selben Sinn um $OP$ um einen Winkel, der gleich ist der Bewegungsgröße des Gelenkes, gedreht, so erhält man, wenn man die neue Lage des Punktes $A$ mit $A'$, die von $B$ mit $B'$ bezeichnet, durch Verbindung dieser neuen Punkte mit $M$ die bereits gemessenen Geraden $f$ und $g$. $A'$ und $B'$ mit $M'$ verbunden ergibt $A'M' = f'$ und $B'M' = g'$.

Ich gebe zunächst in Tab. I die zu den Berechnungen nötigen Gleichungen und in Tab. II die gefundenen Werte für zwei Scheren von verschiedenen Tieren.

**Tabelle I.**

Allgemeine Werte der zu berechnenden Größen.

| | | |
|---|---|---|
| Im $\triangle OBS'$: | $o^2 = x_1^2 + h_1^2$ . . . . . | (I) |
| Im $\triangle PBS'$: | $p^2 = (k - x_1)^2 + h_1^2$ . . . . . | (II) |
| Subtr. I—II: | $o^2 - p^2 = x_1^2 + h_1^2 - (k^2 - 2kx_1 + x_1^2) - h_1^2$ | |
| Daraus: | $x_1 = \frac{o^2 - p^2 + k^2}{2k}$ | |
| Ebenso aus $\triangle OSA$ und $\triangle PSA$: | $x = \frac{m^2 - n^2 + k^2}{2k}$ | . . . . . (III) |

III in I: $$h_1^2 = o^2 - \left(\frac{o^2 - p^2 + k^2}{2k}\right)^2$$

$$h_1 = \sqrt{o^2 - \left(\frac{o^2 - p^2 + k^2}{2k}\right)^2}$$

ebenso: $$h = \sqrt{m^2 - \left(\frac{m^2 - n^2 + k^2}{2k}\right)^2} \quad \text{(IV)}$$

Im $\Delta MPT$: $a^2 = H^2 + r^2$ (V)

Im $\Delta MOT$: $b^2 = H^2 + (k + r)^2$ (VI)

Subtr. V—VI: $a^2 - b^2 = (H^2 + r^2) - (H^2 + [k + r]^2)$.

Daraus: $$r = \frac{b^2 - a^2 - k^2}{2k} \quad \text{(VII)}$$

VII in V: $$H^2 = a^2 - \left(\frac{b^2 - a^2 - k^2}{2k}\right)^2$$

$$H = \sqrt{a^2 - \left(\frac{b^2 - a^2 - k^2}{2k}\right)^2} \quad \text{(VIII)}$$

Im $\Delta AAMM'$: $(AM')^2 = (AM)^2 - (M'M)^2$ oder
$c_1^2 = c^2 - (k - x + r)^2$.

ebenso:
$$c_1 = \sqrt{c^2 - (k - x + r)^2}$$
$$g_1 = \sqrt{g^2 - (k - x + r)^2}$$
$$f_1 = \sqrt{f^2 - (k - x + r)^2}$$
$$d_1 = \sqrt{d^2 - (k - x + r)^2} \quad \text{(IX)}$$

Im $\Delta ASM'$: $$\sin \sphericalangle ASM' = \frac{2}{AS \cdot SM'} \sqrt{s(s - AS)(s - SM')(S - AM')}$$

Im $\Delta BSM'$: $$\sin \sphericalangle BSM' = \frac{2}{BS \cdot SM'} \sqrt{s(s - BS)(s - SM')(s - BM')} \quad \text{(X)}$$

(wenn $s$ jeweils gleich der halben Summe der Seiten des betr. Dreiecks ist).
Ebenso ergibt sich der Wert für $\sin \sphericalangle A'SM'$ u. $\sin \sphericalangle B'SM'$

$$\sphericalangle ASB = \sphericalangle ASM' + \sphericalangle ASB' = \sphericalangle M'SB + \sphericalangle B'SM' = -\sphericalangle ASB' - \sphericalangle BSB' = \sphericalangle BSA' + \sphericalangle ASA'.$$

**Tabelle II.** 2 Beispiele aus einer Anzahl von Messungen.

| | Gemessene Größen I mm | Gemessene Größen II mm | | Berechnete Größen I mm | Berechnete Größen II mm |
|---|---|---|---|---|---|
| $a$ = | 17 | 23 | $x$ = | 5,65 | 6,2 |
| $b$ = | 21 | 20 | $x_1$ = | 5,6 | 6,6 |
| $c$ = | 21 | 23 | $h$ = | 4,13 | 1,9 |
| $g$ = | 21 | 22 | $h_1$ | 3,3 | 2,3 |
| $d$ = | 16 | | $r$ = | 2,6 | —11,3 |
| $f$ = | 18 | | $H$ = | 16,8 | 20,03 |
| $k$ = | 10 | 11 | $c'$ = | 19,8 | 21,9 |
| $m$ = | 7 | 6,5 | $f'$ = | 16,6 | |
| $n$ = | 6 | 5 | $d'$ = | 14,4 | |
| $o$ = | 6,5 | 7 | $g'$ = | 19,8 | 20,9 |
| $p$ = | 5,5 | 5 | | | |
| $\sphericalangle ASA'$ = | | | $\sphericalangle ASB$ = | | |
| $\sphericalangle BSB'$ | 110°—120° | 110° | $\sphericalangle A'SB'$ | 175°—185° | 180° |

3. Ergebnisse der Gelenkuntersuchung.

Wie man aus Tab. II ersieht, ist der Winkel $ASB = A'SB'$ merklich gleich 180°. Es liegen also die Punkte $O$, $A$, $P$, $B$ in einer Ebene.

Nimmt man in erster Annäherung an, daß die Zugrichtungen der beiden Muskeln einander parallel sind, und geht man aus von einer Gelenkstellung, bei welcher die Ebene $OAPB$ auf den Zugrichtungen senkrecht steht, so erkennt man, daß die wirklichen Hebelarme und damit die Drehungsmomente sich für beide Muskeln stets im gleichen Sinne ändern, eine Bevorzugung eines der beiden Muskeln bei einer bestimmten Gelenkstellung also ausgeschlossen ist. Diese Folgerung wird durch die tatsächlich vorhandene geringe Divergenz der Zugrichtungen (s. Fig. 3) nicht merklich berührt. Hätte die Untersuchung des Gelenks ergeben, daß die scheinbaren Hebelarme der beiden Muskeln miteinander einen Winkel einschließen, der wesentlich kleiner oder größer ist als 180°, so wäre die Möglichkeit gegeben, daß, je nach der Gelenkstellung, einer der beiden Muskeln begünstigt ist.

Aus diesen Berechnungen und Überlegungen geht hervor, daß die gelenkmechanischen Verhältnisse keinen oder nur sehr geringen Einfluß auf die Bestimmung des Übergewichtes einer Seite bei dem v. Uexküllschen Versuche haben.

## II. Untersuchung der Muskeln.

Nachdem die Untersuchung des Gelenkes gelehrt hatte, daß das von der Stellung abhängige Überwiegen eines der beiden Muskeln nicht in gelenkmechanischen Verhältnissen begründet sein konnte, ging ich an die Untersuchung der Muskelleistungen unter verschiedenen experimentell gesetzten Bedingungen.

### A. Die Anordnung der Muskeln.

Bevor ich in die nähere Besprechung dieser Versuche eintrete, scheint es mir geraten, die Topographie des dritten Gliedes auf

Grund von makroskopischen Präparaten sowie von mikroskopischen Serienschnitten zu beschreiben.

Die Präparate zur makroskopischen Betrachtung wurden teils lebensfrisch, teils in Formalin oder Alkohol vorbehandelt, verwendet. Für Injektion der Blutgefäße wurde Berlinerblau, zur Färbung der größeren Nerven, die (von Biedermann[1]) und Mangold[2]) für den Krebs sehr empfohlene) Ehrlichsche vitale Methylenblaumethode mit teilweisem Erfolg benutzt. Die Glieder, welche zum Schneiden bestimmt waren, wurden anfangs in Sublimat-Alkoholeisessig fixiert und gehärtet, später, da die Resultate wenig schön ausfielen, in Formalin und Formol-Kalibichromat. Das Entkalken geschah in Salpetersäurealkohol; zur Einbettung ist in diesem Falle das Celloidin dem Paraffin vorzuziehen. Die Färbung geschah mit Hämatoxylin (Hansen), Eosin van Gieson, Bleu de Lyon, Boraxkarmin, Stöhrschem Gold.

Die Chitinschale des dritten Gelenkes schließt zwei Muskelkomplexe ein, welche gut voneinander getrennt werden können (Fig. 3 bis 6 Taf. I). Sie werden durch die fast bis zur Autotomierungslinie (Fig. 1, 3) reichende Sehne (Fig. 3 bis 6) je in zwei Teile geschieden (Fig. 3). Am Ansatz des Beugemuskels findet sich noch ein kleiner akzessorischer Muskel mit eigener Sehne (Fig. 5 und 6). Von der Innenwand der Chitinschale ziehen, nach Art eines gefiederten Muskels, Muskelfasern von verschiedener Länge an die beiden Flächen der Sehne. Proximalwärts zeigt sich eine deutliche Gruppierung jedes Muskels zu Muskelbündeln (Fig. 4 bis 6), welche durch Bindegewebe voneinander getrennt werden, während in der Nähe des Sehnenansatzes eine solche weniger gut erkennbar ist.

Beuger und Strecker stehen an den einander zugekehrten Flächen nicht in direkter Berührung, sondern sind durch einen das ganze Glied durchsetzenden Spalt getrennt, der mit wenig zartem Bindegewebe, großen Blut- und Lymphsinusen, Arterien und Nerven[3]) ausgefüllt ist.

Der Winkel, entsprechend der unteren medialen Kante des Gliedes (von Rechtecksform), wird von einem zellreichen, dem

1) Biedermann, Wiener Sitzungsber. 1887, Bd. 96 III S. 23 f.

2) Mangold, Zeitschr. f. allg. Physiol. 1906, Bd. 5 S. 136.

3) Es handelt sich um marklose Nerven, die nach Biedermann (Wiener Sitzungsber. 1887, Bd. 96 III S. 30) bis zu den Endplatten je aus zwei parallel verlaufenden Nervenfasern bestehen.

retikulären Bindegewebe (der Wirbeltiere) ähnlichen, Maschennetz ausgefüllt, das von großen Blut- und Lymphsinusen durchsetzt ist und vereinzelte kleine drüsenartige Gebilde aufweist (Fig. 5). Stammarterie und Hauptnerv liegen während ihres ganzen Verlaufes durch das dritte Glied nahe diesem Gewebe, aber immer noch zwischen beiden Muskeln (Fig. 4 bis 6). Auch der obere laterale, mehr dreieckige Winkel hat geringe Ausbildung derartigen Gewebes (Fig. 4 und 5).

Infolge dieser Anordnung ist es möglich, durch einen in der Richtung des Spaltes geführten Schnitt die beiden Muskeln vollständig voneinander zu trennen.

### B. Die Muskelleistungen.

#### 1. Abtrennung der Sehnen.

Ich begann damit, daß ich den Grundversuch wiederholte, nachdem ich die eine oder andere Sehne in der Nähe ihres Ansatzes durchtrennt hatte[1]). Geht man von einem bestimmten Fall aus, z. B. der Durchtrennung der Strecksehne, so müßte man auf Grund des v. Uexküllschen Satzes erwarten, daß die Reizung nur bei gestrecktem Glied, also bei gedehnter Sehne des Beugemuskels, von Erfolg begleitet ist, nicht dagegen bei gebeugtem Glied. Der Versuch zeigte, daß, unabhängig von der Stellung des Gelenkes, der Beugemuskel immer in Tätigkeit geriet, und daß nur der Umfang der Bewegung verändert wurde. Er wurde, wie leicht verständlich, um so kleiner, je mehr sich die Ausgangslage der vollen Beugestellung näherte.

Nach dieser Erfahrung ging ich dazu über, die Tätigkeit beider Muskeln gleichzeitig zu untersuchen, wobei ich sie aber nicht an ihren natürlichen Ansatzpunkten wirken ließ, sondern beide Sehnen nach Abtrennung vom Gelenk mit Schreibhebeln verknüpfte.

Die Abtrennung geschah anfangs in der Weise, daß die Sehnen dicht unterhalb ihres Ansatzes am zweiten Glied vorsichtig durch-

1) Dies Verfahren benutzte Biedermann (Wiener Sitzungsber. 1887, Bd. 95 III S. 8), um die Wirkung des Scherenschließers isoliert zu prüfen.

schnitten und mittels Engelmannscher Serres fines mit den Schreibhebeln verbunden wurden. Hierauf wurden alle übrigen Verbindungen des dritten mit dem zweiten Gelenk durchtrennt. Bei dieser Art des Vorgehens läßt sich eine stärkere Zerrung der Muskeln oft schwer vermeiden, was auf die Haltbarkeit des Präparates einen auffallend schlechten Einfluß ausübt. Auch reißen die Sehnen bei stärkerer Belastung oft ein oder die Serres fines gleiten ab. Man verfährt deshalb besser in folgender Weise. Aus der Chitinschale des zweiten Gliedes wird ein kleines Stück von Viereckform oberhalb der Sehne mit der Schere so ausgeschnitten, daß die Verbindung mit der Sehne erhalten bleibt. Die innen anhaftende Muskulatur des zweiten Gliedes wird abpräpariert und das zweite Glied wie oben beschrieben abgelöst. Vorteilhaft schneidet man noch zu beiden Seiten der Sehnen und parallel derselben die Gelenksmembranen bis zum Rande des dritten Gliedes ein. Das der Sehne anhaftende Chitinstückchen wird durchbohrt, um daran ein Häkchen zur Verbindung mit dem Schreibhebel befestigen zu können.

2. Anordnung des Versuchs (Befestigung des Gliedes, Reiz, Belastung).

Um das Präparat während seiner Verwendung in einer bestimmten Lage zu erhalten, genügt es, dasselbe in eine Korkscheibe mit passendem Ausschnitt einzuzwängen und diese an einem Stativ zu befestigen. Zur weiteren Fixierung dienen dann noch die Elektroden, die in Form zweier Nadeln nahe der Autotomierungsfläche in der Richtung des schmalen Durchmessers des Gliedes schräg durch dasselbe bis in den Kork gestoßen werden. Zur Ermittlung der vorteilhaftesten Art der Reizung habe ich zahlreiche Versuche ausgeführt. Ich verfuhr anfangs in der von v. Uexküll angegebenen Weise, indem ein Elektrodenpaar von dem Querschnitt an der Autotomierungsfläche aus nahe der Schale in der Längsrichtung des Gliedes einige Millimeter tief eingeführt wurde. v. Uexküll[1]) legt großen Wert auf

1) »Es muß darauf geachtet werden, daß erstens die Muskeln keinen Tonus haben, zweitens daß keine Stromschleifen zu den handelnden Muskeln übergreifen« (Zentralbl. f. Physiol. 1909, Bd. 23 S. 288).

die Vermeidung von Stromschleifen[1]), die bei der eben angegebenen Art der Elektrodenführung vermeidbar sein sollen. Nach meiner Erfahrung ist die Lage der Elektroden von geringem Einfluß auf den Reizerfolg. Dies ist begreiflich, da zur Erregung relativ starke Ströme nötig sind, die sich in dem flüssigkeitsreichen lockeren Gewebe innerhalb der Chitinschale nach allen Richtungen ausbreiten können. Ob die Elektroden bei der oben erwähnten Art der Einführung nur durch eine Strecke von 1 mm oder durch die ganze Breite des Gliedes voneinander entfernt waren, blieb für den Erfolg nahezu gleichgültig.

Als Reiz kamen fast ausschließlich Wechselströme eines Induktoriums zur Verwendung, dessen primäre Spule von 1 bis 2 Akkumulatoren gespeist wurde. Als Unterbrecher diente der Neefsche Hammer. Die Dauer der Reizung betrug durchschnittlich ca. ½ bis 1 Sekunde.

Im allgemeinen ist die Dauer des Präparates eine beschränkte, es büßt in längstens 5 Stunden seine Erregbarkeit ein. Verwendung lebhafter Tiere[2]), niedere Temperatur, Vermeidung stärkerer Ströme und übermäßiger Belastung verbürgen eine länger dauernde Leistungsfähigkeit. Um die Austrocknung des Präparates möglichst zu verhindern, habe ich es mit O-haltiger NaCl-Lösung von 1,3% (nach Frédériq[3]) die dem Krebs eigentümliche Konzentration $\Delta = -0{,}80^0$) befeuchtet. Besonders muß man sich davor hüten, die Sehnen zu zerren, weil dadurch die Reizbarkeit der Muskeln rasch abnimmt, meist unter Entwicklung eines starken Tonus[4]).

1) Stromschleifen dürften ohne besondere Vorsichtsmaßregeln kaum zu vermeiden sein, doch sind dieselben beim Krebs nur in unmittelbarer Nähe der Elektroden wirksam m. a. W.: Die Muskelfasern beim Krebs verlangen eine sehr große Stromdichte, wenn sie erregt werden sollen.

2) Biedermann, Wiener Sitzungsber. 1887, III. Bd. 95 S. 9. An derselben Stelle: Spätherbst und Frühjahr sind die besten Jahreszeiten zu Versuchen am Krebse.

3) Siehe auch Bottazi, Osmot. Druck und elektr. Leitfähigkeit der Flüssigkeiten der einzelligen, pflanzlichen und tierischen Organismen. Ergebnisse der Physiol. 1908, Bd. 7 S. 265, 278. Ferner v. Fürth, Vgl. chem. Physiol. d. niederen Tiere. Jena 1903, Fischer. S. 90.

4) Hierzu: Biedermann, Wiener Sitzungsber. 1887, Bd. 3 S. 95.

### 3. Vollständige Trennung beider Muskeln.

Endlich habe ich Versuche unternommen bei vollständiger Trennung der Muskeln, um sie in ihrer Tätigkeit voneinander unabhängig zu machen. Dies geschieht am besten auf folgende Weise:

Man geht an der medialen Seite der unteren etwas medial geneigten Kante des proximalen Endes vorsichtig mit einem Scherenblatte ein und schneidet der Kante entlang, zuletzt etwas gegen die mediale Angel umbiegend, die Schale durch; ebenso an der oberen lateralen Kante, hier zuletzt gegen die laterale Angel abbiegend. Dann öffnet man von der ersten Schnittlinie aus das Glied soviel, um gerade eine Skalpelle einführen zu können, mit der man das zwischen beiden Muskeln befindliche Bindegewebe, die Nerven und einige die Schnittlinie durchsetzende Muskelfasern durchtrennt. Die beiden Hälften werden sodann wieder zusammengeklappt und wie vorher das ungeteilte Glied mit Hilfe der Nadelelektroden in der Korkplatte befestigt. Eine nunmehr einsetzende Reizung zeigt gleichmäßiges Weiterarbeiten der Muskeln wie vor der Durchschneidung. Der einzige Unterschied besteht darin, daß Verkürzungsgröße, Erregbarkeit und Lebensdauer rascher abnehmen als ohne diesen Eingriff, was durch die nicht ganz vermeidliche Schädigung bei der Präparation, dann aber auch durch die raschere Austrocknung verständlich erscheint.

Diese grundsätzliche Gleichheit des Verhaltens vor und nach der Trennung der Muskeln zeigt, daß für die Ausbreitung der Erregung auf die beiden Muskeln das Vorhandensein einer nervösen Verbindung zwischen ihnen ohne Bedeutung ist[1]).

### 4. Längenkurven.

Zur Aufzeichnung der Muskelverkürzungen benutzte ich zwei leichte einarmige Hebel aus Bambusrohr von 4 g Gewicht, 160 mm Länge, einem Drehungsmoment der Schwere von 1,4 gcm bei Horizontalstellung und einem Trägheitsmoment von 13 $gcm^2$.

1) Siehe S. 26 u. Anmerk.

Die Vergrößerung war durchschnittlich eine fünffache. Die Gewichte wurden im Abstand von 4 mm an der Achse angebracht. Die Wechselströme mit einer Frequenz von etwa 100 pro Sek. wurden, wie schon erwähnt, für ½ bis 1½ Sek. dem Präparat zugeleitet.

Von den beiden Muskeln ist der Beuger im allgemeinen leichter erregbar als der Strecker. Die in der nachstehenden Tabelle mitgeteilten Schwellenwerte aus sieben aufeinander folgenden Versuchen zeigen Ausnahmen von der Regel in Versuch III und besonders in IV. Die aufeinander folgenden Zahlen eines Versuches beziehen sich auf Schwellenbestimmungen, die im Laufe des Versuches wiederholt wurden.

**Tabelle III.**

Schwellenwerte der Reize in sieben aufeinander folgenden Versuchen:

| | A. des Streckers: | B. des Beugers: |
|---|---|---|
| I. Versuch | 9,5 cm RA | 11,5 cm RA |
| | 8 | 10 |
| | 8,5 | 9 |
| II. Versuch | 13 | 15 |
| | 9 | 11 |
| | 7 | 10 |
| III. Versuch | 16 | 12 |
| | 10 | 12,5 |
| | 6,5 | 8 |
| IV. Versuch | 16 | 10 |
| | 11,5 | 10 |
| | 12 | 9 |
| V. Versuch | 16 | 17 |
| | 11 | 12 |
| | 6 | 9 |
| VI. Versuch | 14 | 15 |
| | 6 | 4 |
| VII. Versuch | 11 | 12 |
| | 8 | 9 |

Wie die Schwellenreize liegen auch die Maximalreize für den Strecker in der Regel höher als für den Beuger. Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß der Strecker die Reize rascher summiert, so daß bei kurzer Dauer des Wechselstromes die Verkürzung des Streckers, bei längerer Dauer die des Beugers be-

günstigt ist. Auf eine nähere Untersuchung dieser Eigentümlichkeit bin ich indessen nicht eingegangen.

Im ganzen sind die zu erreichenden Verkürzungen bei maximaler Reizung gering, bei kleinen Krebsen durchschnittlich 2 mm, ausnahmsweise auch bis zum Doppelten steigend. Es entspricht dies der geringen Faserlänge und dem gefiederten Bau der Muskeln.

Anm.: Zu erwähnen ist noch, daß einige Male, bei ganz frischen Präparaten, an Stelle einer Kontraktion eine Erschlaffung des Muskels bei Reizung auftrat, eine Erscheinung, die sich wohl durch noch vorhandenen Tonus erklären läßt und als eine Interferenzerscheinung zwischen natürlichem und künstlichem Reiz nach Art der Wedensky schen Hemmung aufgefaßt werden darf.

Einfluß der Spannung auf die Zuckungshöhe.

Belastet man die beiden Muskeln, nachdem sie in der vorbeschriebenen Weise in der Korkplatte fixiert und ihre Sehnen mit Schreibehebeln verbunden sind, mit steigenden Gewichten, so erhält man wie bei den Muskeln der Wirbeltiere eine Dehnungskurve, die sich asymptotisch einem Grenzwert nähert. Mit Annäherung an diesen Wert wächst auch die Gefahr der Zerreißung. Die Dehnungskurve des kräftigeren Beugemuskels hat durchweg kleinere Ordinaten als die des Streckers.

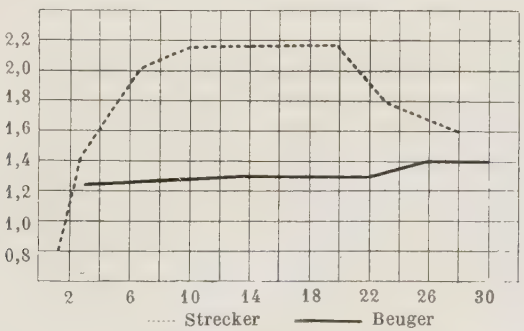


Fig. 7.

Hubhöhen bei steigender Belastung. Die Belastungen (in g ausgedrückt) sind an der Abszisse verzeichnet, die Hubhöhen (in mm) an der Ordinate.

Sendet man Wechselströme von veränderlicher Stärke durch die mit wechselnden Gewichten belasteten Muskeln, so nimmt

innerhalb gewisser Grenzen die Verkürzungsgröße mit der Belastung zu[1]), wie die in der Tab. IV angeführten Beispiele und Fig. 7 zeigen. Diese Zunahme der Verkürzungsgröße findet, wie oben erwähnt, auch bei völlig getrennten Muskeln statt.

**Tabelle IV.**

Hubhöhen bei konstantem Rollenabstand und verschiedener Belastung.

| Versuch | Strecker | | Versuch | Strecker | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Belastung in g | Hubhöhen in mm | | Belastung in g | Hubhöhen in mm |
| XXI. | 1,65 | 0,8 | XXI. | 2 | 2,2 |
| | 3,3 | 1,3 | | 4 | 2,4 |
| | 6,6 | 2,0 | | 6 | 2,8 |
| | 9,9 | 2,2 | | 8 | 3,4 |
| | 13,2 | 2,2 | | 10 | 3,8 |
| | 16,5 | 2,2 | | 12 | 3,6 |
| | 19,8 | 2,3 | | 14 | 3,0 |
| | 23,1 | 1,8 | | 16 | 1,2 |
| | 28 | 1,6 | | 14 | 1,6 |
| | 16,5 | 1,7 | | 10 | 1,8 |
| | 3,3 | 1,2 | | 18 | 1,0 |
| VI. | 12,5 | 0,8 | | 20 | 0,8 |
| | 2,5 | 0,35 | VI. | 20 | 2,4 |
| III. | 3,75 | 0,6 | | 30 | 3,0 |
| | 1,25 | 0,4 | | | |
| | 2,5 | 0,5 | III. | 30 | 1,4 |
| | 5,0 | 0,4 | | 40 | 1,4 |
| | 1,25 | 0,2 | | 50 | 0,6 |
| | | | | 100 | 0,2 |
| XXII. | 3,4 | 0,34 | | 20 | 0,4 |
| | 6,8 | 0,45 | | 10 | 0,6 |
| | 6,8 | 1,22 | | 30 | 0,2 |
| | 10,2 | 1,52 | | | |

1) Dasselbe Verhalten zeigt der Schließmuskel der Muschel nach F i c k (Beitr. z. vergl. Physiol. d. irrit. Substanz, Vieweg, Braunschweig 1863, S. 52): »Seine Zusammenziehung ist um so größer, je größer die Last ist welche er hebt«.

| Versuch | Beuger | | Versuch | Beuger | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Belastung in g | Hubhöhen in mm | | Belastung in g | Hubhöhen in mm |
| XXIV. | 2,2 | 1,2 | XXIV. | 0 | 0,8 |
| | 4,4 | 1,0 | | 2 | 0,6 |
| | 8,8 | 1,2 | | 4 | 0,6 |
| | 11 | 1,3 | | 6 | 0,4 |
| | 15,4 | 1,3 | | 8 | 1,8 |
| | 22 | 1,3 | | 12 | 2,6 |
| | 26,4 | 1,4 | | 14 | 3,4 |
| | 30,8 | 1,4 | | 16 | 0,4 |
| | 4,4 | 0,4 | | 14 | 0,6 |
| | 22 | 0,8 | | 10 | 0,8 |
| | | | | 18 | 0,2 |
| | 22 | 1,6 | | 20 | 0,2 |
| | 33 | 1,8 | | 20 | 2,8 |
| | 22 | 1,8 | | 30 | 4,4 |
| | | | | 40 | 4,8 |
| | 2 | 0,84 | | 50 | 4,4 |
| | 10 | 1,0 | | 100 | 2,4 |
| | | | | 20 | 4,2 |
| | | | | 120 | 0 |
| | 2 | 0,8 | | 100 | 0 |
| | 6 | 1,6 | | 80 | 0,2 |
| | 2 | 0,8 | | 40 | 0,3 |
| | | | | 20 | 0,4 |
| | | | | 10 | 4,0 |
| | | | | 30 | 0,4 |

Dieses Verhalten darf wohl als ein für alle Muskeln gültiges angesehen werden. Es ist, wie aus den Erfahrungen T. Inouyes[1]) hervorgeht, um so leichter, d. h. bis zu relativ großen Gewichten, zu konstatieren, je größer der physiologische Querschnitt ist. Dies trifft für die beiden hier betrachteten Muskeln zu, deren ausgesprochen gefiederter Bau einen sehr beträchtlichen physiologischen Querschnitt vermuten läßt.

### 5. Auxotonisches Verfahren.

Die günstige Wirkung der Spannung auf die Verkürzungsgröße der erregten Muskeln konnte ich auch in der Weise zeigen,

1) T. Inouye, Verhandlungen d. physik. med. Gesellsch. z. Würzburg 1910, Bd. 7 S. 41, 57.

daß ich sie an Stahlstreifen angreifen ließ. Ich habe den Muskel entweder von der Spannung Null ausgehend die Feder deformieren lassen, wobei ich zwischen weicheren und härteren bzw. zwischen längeren und kürzeren Federn wechselte, oder ich erteilte dem Muskel von vornherein eine schwächere oder stärkere Anfangsspannung. Wie die nachstehenden Tabellen (V und VI) zeigen, ist mit Zunahme der Anfangsspannung bzw. mit dem Übergang zur härteren Feder vielfach eine Zunahme der Verkürzung verbunden, ebenso umgekehrt Daß dieselbe nicht immer erfolgte, erklärt sich aus der Schwierigkeit, innerhalb der günstigen Spannungswerte zu bleiben, sowie aus der gerade bei diesen Versuchen meist rasch abnehmenden Leistungsfähigkeit der Muskeln. Die vollständige Trennung beider Muskeln war auch hier ohne wesentlichen Einfluß auf das Ergebnis.

**Tabelle V.**

Veränderung der Anfangsspannung des Muskels.

| Versuch Nr. | Strecker | | | Beuger | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Hubhöhe in mm Anfangsspannung | | Geleistete Arbeit in gmm | Hubhöhe in mm Anfangsspannung | | Geleistete Arbeit in gmm |
| | schwach | stark | | schwach | stark | |
| XVIII | 2 | 3 | 20 : 66 | 2 | 2,5 | 28 : 75 |
| | 3,8 | 3 | 38 : 42 | 5 | 4 | 50 : 72 |
| XX | 2,5 | 2 | 27,5 : 30 | 3,5 | 3 | 45,5 : 54 |
| XXIII | 3 | 2,8 | 39 : 53,2 | 5 | 3,2 | 65 : 70,4 |
| | stark 1 | schwach 1,5 | 9 : 10,5 | stark 3 | schwach 6 | 57 : 60 |
| | schwach 1,3 | stark 1 | 9,1 : 10 | schwach 1 | stark 0,7 | 2,5 : 3,15 |
| | stark 1 | schwach 2 | 12 : 16 | stark 5 | schwach 9 | 100 : 81 |
| XXIV | — | — | — | schwach 5 | stark 6 | 75 : 138 |

**Tabelle VI.**

Verwendung größerer und geringerer Federlängen bei Spannungskurven.

| Nr. | Streckmuskel: | Verkürzung mm | Erreicht. Maxim. der Spannung g | Nr. | Beugemuskel: | Verkürzung mm | Erreicht. Maxim. der Spannung g |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I | Bei voller Federlänge | 1,7 | 10 | I | Bei voller Federlänge | 2 | 14 |
| | » verklein. » | 2,8 | 22 | | » verkl. » | 2,5 | 30 |
| | Ermüdet: | | | | Ermüdet: | | |
| | Bei voller Federlänge | 3,5 | 10 | | Bei voller Federlänge | 3,5 | 10 |
| | » verkl. » | 3 | 14 | | » verkl. » | 2,5 | 30 |
| II | Bei voller Federlänge | 2 | 11 | II | Bei voller Federlänge | 3 | 13 |
| | » verkl. » | 2 | 15 | | » verkl. » | 3 | 18 |
| III | Bei voller Federlänge | 3 | 13 | III | Bei voller Federlänge | 2,5 | 13 |
| | » verkl. » | 3 | 19 | | » verkl. » | 2 | 22 |
| | Bei verkl. Federlänge | 1 | 9 | | Bei verkl. Federlänge | 1,5 | 19 |
| | » voller » | 1,5 | 7 | | » voller » | 3 | 10 |
| | Bei voller Federlänge | 1,5 | 7 | | Bei voller Federlänge | 1 | 2,5 |
| | » verkl. » | 1 | 10 | | » verkl. » | 0,5 | 4,5 |
| | Bei verkl. Federlänge | 1,5 | 12 | | Bei verkl. Federlänge | 2,5 | 20 |
| | » voller » | 2 | 8 | | » voller » | 3,5 | 9 |
| | II. Gelenk: | | | | II. Gelenk: | | |
| IV | Bei voller Federlänge | 0,3 | 0,6 | IV | Bei voller Federlänge | 3,5 | 15 |
| | » verkl. » | 0,1 | 0,9 | | » verkl. » | 3,5 | 23 |

## 6. Arbeit beider Muskeln an einem Hebel.

Nach den Erfahrungen, die ich aus den Längen- und Spannungskurven gewonnen hatte, versuchte ich beide Muskeln an demselben Hebel wirken zu lassen, und zwar in entgegengesetztem Sinne. Ich erwartete, je nach dem Spannungsverhältnis, die Richtung des Ausschlages umkehren zu können. Zu diesem Zweck bediente ich mich zunächst eines doppelarmigen Hebels und ließ die beiden Muskeln sowie die sie spannenden Gewichte zu beiden Seiten des Drehpunktes (die Muskeln nach oben, die Gewichte nach unten) angreifen. Die resultierende Drehung wurde

durch eine passend angebrachte Spitze aufgeschrieben. Das Ergebnis war, wie vermutet: wurde die eine Seite stärker belastet, so entstand ein Ausschlag im Sinne des gleichseitigen Muskels.

Zu dem gleichen Zwecke benutzte ich noch eine andere Vorrichtung, die aus einem leichten einarmigen Hebel besteht. In ca. $^1/_5$ seiner Länge ist der Angriffspunkt der Muskeln, von denen

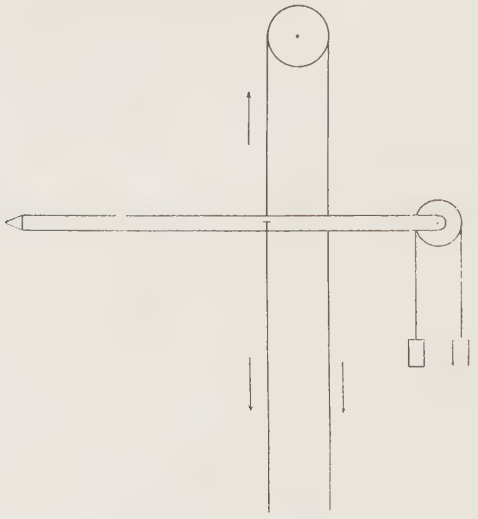

Fig. 8.

Einarmiger Hebel zur Doppelschreibung. Durch die obere Rolle wird die Zugrichtung des einen Muskels umgekehrt, an der Rolle am Ende des Hebels werden zwei Gewichte im entgegengesetzten Sinne angebracht.

der eine nach oben, der andere nach unten zieht (Fig. 8). Um die gegensätzliche Wirkung der beiden Muskel auf den Hebel zu erreichen, muß die Zugrichtung des einen durch eine Rolle umgekehrt werden, welche zweckmäßig mittels Schraube in der Vertikalen verstellbar ist (Fig. 8). Eine Scheibe trägt zum Anhängen von Belastungsgewichten zwei Fäden. Der eine ist im Uhrzeigersinn, der andere entgegengesetzt um die Rolle (Fig. 8) gelegt, so daß bald der Muskel, dessen Kraftrichtung nach oben geht, bald der Antagonist mehr belastet werden kann.

Die Reizwirkung ergibt, wie erwartet, stets den Ausschlag zugunsten des stärker belasteten Muskels (vgl. Fig. 9)[1]). Doch braucht der Beuger, so lange es sich um ganz niedere Werte handelt, etwas mehr Belastung (vgl. Fig. 9, Kurve 3), um den Strecker zu überwinden, als umgekehrt. — Durchschnittlich genügt ein Übergewicht von 1 bis 3 g beim Beuger, während der Strecker oft schon bei gleicher Belastung beider Muskeln überwiegt. Dazwischen besteht eine neutrale Zone. Die Kurve 3 (Fig. 9) zeigt in diesem Fall erst einen Gipfel zugunsten des Streckers, worauf eine Bewegung im Sinne des Beugers folgt. Es entspricht dies dem

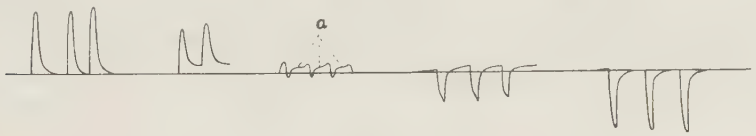


Fig. 9.

Kurven, gewonnen mittels des einarmigen Hebels. Ausschlag des Streckers nach oben, des Beugers nach unten. Bei 1 ist der Strecker um 3,9 g stärker belastet als der Beuger, bei 2 um 1,3 g, bei 3 der Beuger um 2,6 g, bei 4 der Beuger um 5,2 g, bei 5 der Beuger um 7,8 g. *a* in 3 zeigt den jedesmaligen Beginn einer Reizung an.

über die raschere Summierung der Reize beim Strecker oben (S. 18) gesagten. Dieses Verhalten findet sich übrigens auch öfters bei Ausführung des Versuches nach v. Uexküll (S. 5).

Die Durchtrennung beider Muskeln hat auch hier, wie bei der Längen- und Spannungsschreibung, nur eine quantitative Änderung des Resultats zur Folge, indem die Gipfel der Kurve kleiner werden und die neutrale Zone sich verbreitert.

In dieser Form hat der Versuch große Ähnlichkeit mit dem von v. Uexküll demonstrierten. Was hier durch wechselnde

1) Überwiegen des stärker belasteten Muskels fand ich auch am ersten Scherengelenk sowie am zweiten Gelenk (vgl. Tab. IV). Für das letztere konnte ich v. Uexkülls Angabe, daß »Reizung des zweiten Gliedes ... eine einzige Bewegung, nämlich Streckung zur Folge habe (Zentralbl. f. Physiol. 1909, **23** S. 288), nicht bestätigen; vielmehr zeigte sich bei diesem Gelenk je nach der Haltung Beugung oder Streckung wie beim dritten Gelenk, nur mit dem Unterschied, daß der Erfolg weniger regelmäßig auftrat.

Gewichtsbelastung erreicht wird, nämlich die ungleiche Spannung der beiden Muskeln, ergibt sich dort aus der wechselnden Ausgangslage: In der Beugestellung sind die Strecker gespannt und umgekehrt. Es besteht wohl kein Zweifel, daß die obige Erklärung für beide Fälle ausreicht. Die Annahme, daß die Erregung nur zu dem gespannten Muskel fließe, widerspricht den Tatsachen, denn es geraten stets beide Muskeln in Tätigkeit. Soll ein Nervennetz[1]) für den Erfolg verantwortlich gemacht werden, so müßte dasselbe die Erregung beiden Muskeln zuführen, gleichgültig, ob sie noch in natürlicher Verbindung oder getrennt sind. Gegenstand der Diskussion könnte noch sein, ob die größere Leistung des gespannten Muskels[2]) diesem selbst oder seinem Nervennetz zuzuschreiben ist. Aus vergleichend physiologischen Gründen ist erstere Annahme die wahrscheinlichere.

## Zusammenfassung.

Die anatomische Untersuchung des Gelenkes hat ergeben, daß die Angriffspunkte der beiden antagonistischen und annähernd parallelen Muskelkräfte auf einer durch die Drehungsachse gehenden und zu ihr senkrechten Geraden liegen, und zwar in ungefähr gleichem Abstand von der Achse. Die Hebelarme der Kräfte ändern sich daher mit der Gelenkstellung, sind aber, abgesehen von dem Vorzeichen, stets einander gleich. Begünstigung einer bestimmten Drehrichtung je nach der Ausgangsstellung ist auf diesem Weg nicht möglich.

Überwiegen eines Drehungsmomentes über das entgegengesetzte des anderen Muskels kann bei gleichzeitiger Reizung beider

1) An dieser Stelle sei bemerkt, daß periphere Zentren, also Ganglienzellen, zwischen der Muskulatur, welche man dem Uexküll'schen Gesetz entsprechend annehmen müßte — Richet (Phys. d. muscles et d. nerfs, 1882) vermutet zwischen Muskel und Nerv geschaltete gangliöse Apparate — anatomisch noch nicht einwandfrei nachgewiesen sind. Biedermann (Wiener Sitzungsber. Bd. 95 III S. 87) und Mangold (Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. 5 S. 136) leugnen auf Grund ihrer Untersuchungen das Vorhandensein von Ganglienzellen im Krebsmuskel.

2) Fick spricht die Vermutung aus, daß der Muschelmuskel (s. o. Anm. S. 472) durch Dehnung dem Reize zugänglicher wird (Beiträge z. vergl. Physiol. d. irrit. Subst. Vieweg, Braunschweig 1863, S. 56).

nur aus ungleicher Kraftentwicklung entstehen. Hierbei ist vorausgesetzt, daß der Reiz auf beide Muskeln gleich stark wirkt.

Ist die Spannung beider Muskeln eine ungleiche, so übertrifft in der Regel (am sichersten bei frischen Präparaten) die Verkürzung des stärker gespannten Muskels die des weniger gespannten.

Der v. Uexküllsche Versuch erklärt sich somit aus der bekannten Eigenschaft aller, insbesondere der gefiederten Muskeln, innerhalb gewisser Grenzen, auf steigende Spannung mit vermehrter Verkürzung zu antworten. Die künstliche Erregung ist bei dem gegebenen Verfahren nicht auf den gespannten Muskel beschränkt, sondern ergreift nachweislich stets auch den Antagonisten.

Für die in so liebenswürdiger Weise stets gewährte Anregung und Unterstützung bei Abfassung vorliegender Arbeit erlaube ich mir Herrn Professor v. Frey meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

---

## Erklärung der Abbildungen zu Tafel I.

Fig. 3. Längsschnitt durch das III. Gelenk und III. Glied senkrecht zu den Sehnen. Die Sehnen sind nur teilweise am Rand getroffen. *II. Gl.* zweites Glied, *III. Gk.* drittes Gelenk, *IV. Gl.* viertes Glied, *g* Gelenksmembran, *Al* Autotomierungslinie, *s* Streckmuskel, *b* Beugemuskel mit *b'* zugehöriger Sehne, × Spalt zwischen den beiden Muskeln, *bg* Bindegewebsnetz, *a* Arterie.

Fig. 4. Querschnitt durch das III. Glied der linken Schere, nahe der Autotomierungslinie. *p* unterer medialer Winkel bzw. Kante, *o* oberer lateraler Winkel, *a* Arterie, *n* Nerv, *bg* Bindegewebsnetz mit *l* (Lymphgefässen) und *v* (Venensinus), × Spalt zwischen beiden Muskeln.

Fig. 5. Querschnitt durch das III. Glied in der Mitte zwischen Autotomierungslinie und III. Gelenk. *o* oberer lateraler, *p* unterer medialer Winkel, *b* Beugemuskel, *s* Streckmuskel, *c* akzessorischer (zum Beuger gehöriger) Muskel, × Spalt zwischen beiden Muskeln.

Fig. 6. Querschnitt durch das III. Glied, nahe dem III. Gelenk. *o* oberer, *p* unterer Winkel, *b'* Sehne des Beugemuskels, *s'* Sehne des Streckmuskels, *c'* Sehne des akzessorischen Muskels, *n* Nerv, *bg* Bindegewebe, × Spalt zwischen beiden Muskeln.

## Lebenslauf.

Ich, Walther Haupt, bayer. Staatsangehörigkeit, bin geboren am 15. April 1888 zu Bad Kissingen als Sohn des Amtsgerichtsdirektors Otto Haupt in Würzburg. Nach einjährigem Besuch der Realschule zu Bad Kissingen trat ich im Herbst 1898 in das humanistische Neue Gymnasium zu Würzburg ein, das ich im Juli 1907 mit dem Reifezeugnis verließ. Vom Wintersemester 1907/08 an studierte ich in Würzburg Medizin. Während des Sommerhalbjahres 1908 diente ich die erste Hälfte meiner Militärzeit mit der Waffe in Würzburg ab. Nach Ablegung des Physikums zu Ende des Wintersemesters 1909/10 brachte ich das Sommersemester 1910 in Königsberg i. Pr., das Wintersemester 1910/11 in Freiburg i. Br. zu. Für den Rest meiner Studienzeit kehrte ich dann nach Würzburg zurück. Im Oktober und November 1912 unterzog ich mich der ärztlichen Prüfung und beschloß dieselbe am 21. November 1912.

Vorstehende Dissertation habe ich unter Leitung des Herrn Prof. v. Frey verfaßt.

Würzburg, den 27. November 1912.

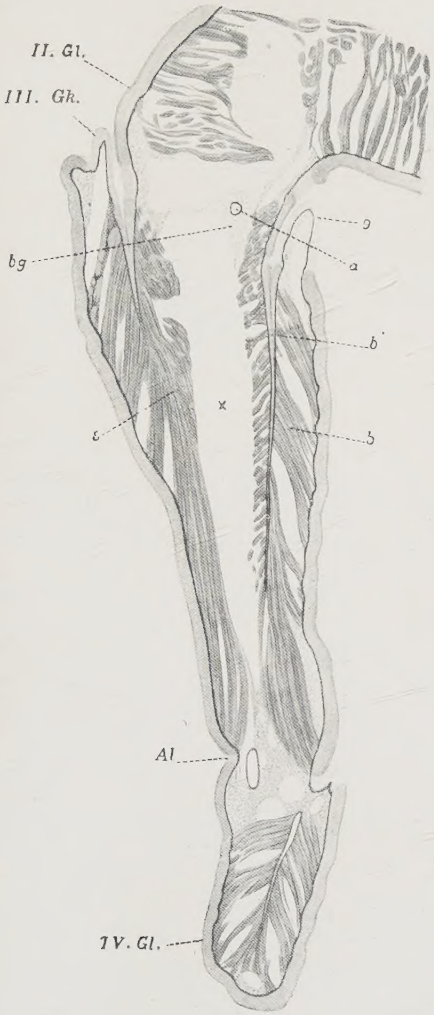


Fig. 3.

Fig. 6.

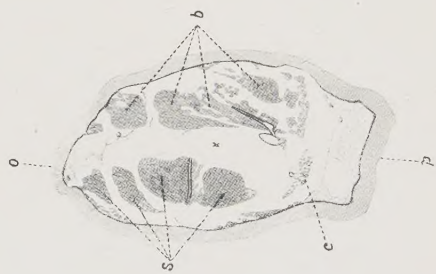


Fig. 5.

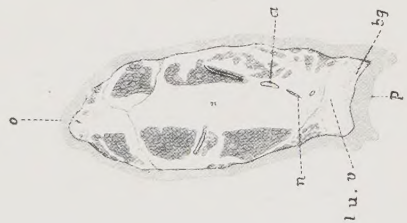


Fig. 4.

Druck von R. Oldenbourg in München und Berlin.